昆虫学报 *Acta Entomologica Sinica*, June 2002, 45 (3): 323 - 328 ISSN 0454-6296

棉铃虫蛾复眼光反应特性

魏国树[1]，张青文[2]，周明牂[2]，吴卫国[3]

（1. 河北农业大学昆虫学系，保定 071001；2. 中国农业大学昆虫学系，北京 100094；
3. 中国科学院生物物理研究所视觉信息加工开放实验室，北京 100101）

摘要：用视网膜电位图（electroretinogram，ERG）技术研究了棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 蛾暗适应过程中对单色光和白光刺激的光感受性变化。结果显示：（1）依 ERG 振幅大小（峰-峰值），在 340 ~ 605 nm 波谱内有 3 个大小不等的峰——主峰位于绿-黄光区 562 nm，次峰在蓝光区 483 nm，第 3 个峰在近紫外区 400 nm，显示其至少有 3 种感受器；（2）性别、日龄及暗适应时间长短对其光谱敏感性有影响，低龄时雄蛾对单色光刺激较雌蛾敏感，高日龄时相反；1 ~ 5 日龄内，3 日龄蛾的视网膜电位（ERP）值最高；随暗适应时间延长，其复眼对近紫外区 400 nm 敏感性明显增加；（3）一定光强度范围内，随单色光和白光光强度增强该蛾复眼的 ERP 值增大，初期增加较缓，中期较快，呈近似 S 型曲线，显示其复眼具有较强的光强度自调节和适应机制。

关键词：棉铃虫；复眼；视网膜电位图；光谱敏感性；光刺激

中图分类号：Q965 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296（2002）03-0323-06

Characteristic response of the compound eyes of *Helicoverpa armigera* to light

WEI Guo-Shu[1], ZHANG Qing-Wen[2], ZHOU Ming-Zang[2], WU Wei-Guo[3] (1. Department of Entomology, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, China; 2. Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100094, China; 3. Department of Neurobiology, Institute of Biophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: The photosensitivity and spectral responsiveness of cotton bollworm (CBW) moth, *Helicoverpa armigera* (Hübner) were determined by an electroretinogram (ERG) recording method. The results indicated: (1) different monochromatic light within U. V. and most of visible light region across the spectrum ranging from 340 nm to 605 nm may induce ERG reactions of CBW's compound-eye with different amplitudes. According to the size of ERG amplitude (peak-peak value), there were three peaks in their spectral sensitivity curves, the major one appeared at 562 nm (Green), the second 483 nm (Blue) and the third 400 nm, suggesting at least three types receptors in the compound eye of CBW moth. (2) Sex, day-age, and dark-adapted time affected its spectral sensitivity. Young male moth was more sensitive than young female, while old moth in opposite; the size of ERG amplitude of 3-day-old moth was highest in 1 - 5 days old moth; the moth photosensitivity got stronger with dark-adapted time lasting. (3) In a certain intensity range of monochromatic and white light stimuli, the stronger the luminance got, the higher the ERG value of a certain age CBW moth, a near S shape curve appeared. This suggests the compound eye of CBW moth has a strong adapting ability to light.

Key words: *Helicoverpa armigera*; compound eye; electroretinogram (ERG); spectral sensitivity; light stimuli

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 属鳞翅目夜蛾科，是棉花的主要害虫之一。多年来，灯光诱虫的研究及利用为其预测预报及综合治理提供了经济、有效、安全、简便的重要手段，得到人们的普遍重视（丁岩钦等，1974；刘立春等，1997；江苏省南通地区农科所，1975；侯无危和贺小威，1979；郭炳群，1988；高慰曾和郭炳群，1983；高慰曾，1989；魏国树，1997），然而棉铃虫蛾的趋光行为机制不清，妨碍着灯光诱虫作用的更大发挥。该方面，前人的工作多限于在复眼水平研究其光暗条件的适应变化、形态、微细结构和行为等（丁岩钦等，1974；侯无危和贺小威，1979；郭炳群，

基金项目：河北省教委博士基金资助
第一作者简介：魏国树，男，38 岁，博士，副教授，现主要从事昆虫与植物的相互关系及 IPM 研究
收稿日期 Received：2001-08-16；接受日期 Accepted：2001-11-29

1988；高慰曾和郭炳群，1983；高慰曾，1989），涉及视觉电生理的报道较少（吴京一和林金盾，1990；杨智勇等，1998a，1998b；魏国树，1997；魏国树等，1999；Agee，1973；Eguchi *et al*.，1982）。本研究试图探讨不同波长、光强度及不同暗适应时间、昼夜节律条件下不同性别、日龄的棉铃虫蛾的视网膜电位（electroretinogram，ERG）变化趋势，以求更详尽了解其趋、感光行为机制，为利用害虫、寄主、环境间的视觉信息联系控制虫害提供一条新思路和途径，亦为研究开发无公害、经济、有效、不伤害天敌的新一代选择性诱杀（或驱避）光源或光活性物质提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试虫

1.1.1 试虫来源和龄期：棉铃虫蛾由中国农业大学植物抗虫性及IPM实验室提供，虫种于1995年6月采自河北邯郸，实验时已饲养至12～16代。雌雄蛾羽化后，分别单头饲养，记录羽化日龄。

1.1.2 试虫处理：选1、3、5日龄健壮雌雄蛾，CO_2轻微麻醉1～2 min后，剪掉附肢，以融蜡将胸腹部朝下固定于多维可调的球关节样品台上，小心固定头部。解剖镜下用特制微型解剖刀在其左侧复眼背方角膜处打一三角形微孔，孔口涂微许凡士林，以防水分蒸发引致伤害，待插入记录电极。另在中胸盾片中央打一小孔，以插入铂金丝参考电极。为使试虫复眼状态尽量一致，每次实验（照光刺激）前，在室内日光灯下光适应2 h以上（光照强度约40.7 lx）。光谱反应实验时，1、3、5日龄雌雄蛾于暗室暗适应5、10、30、60、120 min后照光处理；光强反应实验时，3日龄雌雄蛾于暗室暗适应60 min后照光处理。每组实验重复3次。

1.2 实验装置及方法

实验于白天和晚上在暗室中进行，实验室温度23～25℃。

1.2.1 光源、光路系统及光刺激：a）光源及光刺激：由150 W高压氙灯获静止的白光和点单色光。刺激光波长由干涉滤光片获得，单色光波长分别为340、360、380、400、420、440、460、483、498、524、538、562、582和605 nm。光源发出的光先经石英隔热玻璃滤掉红外光，后通过一组干涉滤光片和中性滤光片得到光强度不等的单色光。b）光路系统：石英玻璃隔热片；干涉滤光片；调节光强度的中性滤光片及中性楔形滤光片；石英透镜的聚光镜，以使平行光会聚于光导（内径3 mm）入光端的焦平面上；计算机控制的快门驱动器，用于实时触发快门及控制光刺激的时程，使光束通过光导照射在复眼上。

1.2.2 光强度度量：光谱实验时，为消除不同干涉滤光片对单色光光强度衰减的差异，依热敏光电耦合照度计和检流计［street lighting photometer（EVANS Electroselenium LTD，HALSTEAD ESSEX ENGLAND）］读数，用中性滤光片、中性楔形滤光片调节不同波长单色光的光强度一致。光强实验时，用中性滤光片使白光光强按其对数值（LogI）渐次衰减，LogI等级为0、0.5、1、1.5、2、2.5、3、3.5、4、4.5，即将其最大光强0依该次序衰减；单色光光强度用中性楔形滤光片依其相对值渐次衰减，单色光选用光谱敏感反应中峰值为400 nm（近紫外）、483 nm（蓝光区）、562 nm（绿-黄光区），相对光强度等级分别为1、2、4、8、16。光刺激时程为20 ms，刺激间隔时长为1 min。

1.2.3 记录：由硅化铝玻璃在电极拉制仪拉制得玻璃记录微电极，电极尖端直径约2 μ，灌注液为3 mol/L醋酸钾溶液。电极插入复眼视网膜层时测得其尖端阻抗约100兆欧。将固定好试虫的样品台置于微电极推进仪支架上，镜下精确调节微电极推进仪使记录电极插入复眼视网膜细胞层，采得电位信号经前置放大器放大后，经隔离放大器输入计算机进行记录，同时接入示波器进行监视。

在电极插入视网膜细胞层后，变换刺激光在复眼前的方位，确定引起最大反应值时的光轴位置，俟后进行实验记录。

依该网膜细胞层插入点视网膜电位图中的电位振幅（峰-峰值）记为视网膜细胞电位（retina cell potential，ERP）。

2 结果与分析

2.1 棉铃虫蛾复眼光谱敏感性的变化

在白天与晚上分别记录了不同暗适应时间时，不同性别、不同日龄的棉铃虫蛾对340～605 nm波谱内的单色光刺激产生的ERP值的变化，结果显示：紫外和大部分可见光区的单色光刺激均能引发该蛾复眼振幅不等的ERP反应；依ERP振幅大小（峰-峰值），得到其光谱敏感反应曲线（图1）。

2.1.1 一定暗适应时间下，棉铃虫雌雄蛾的光谱

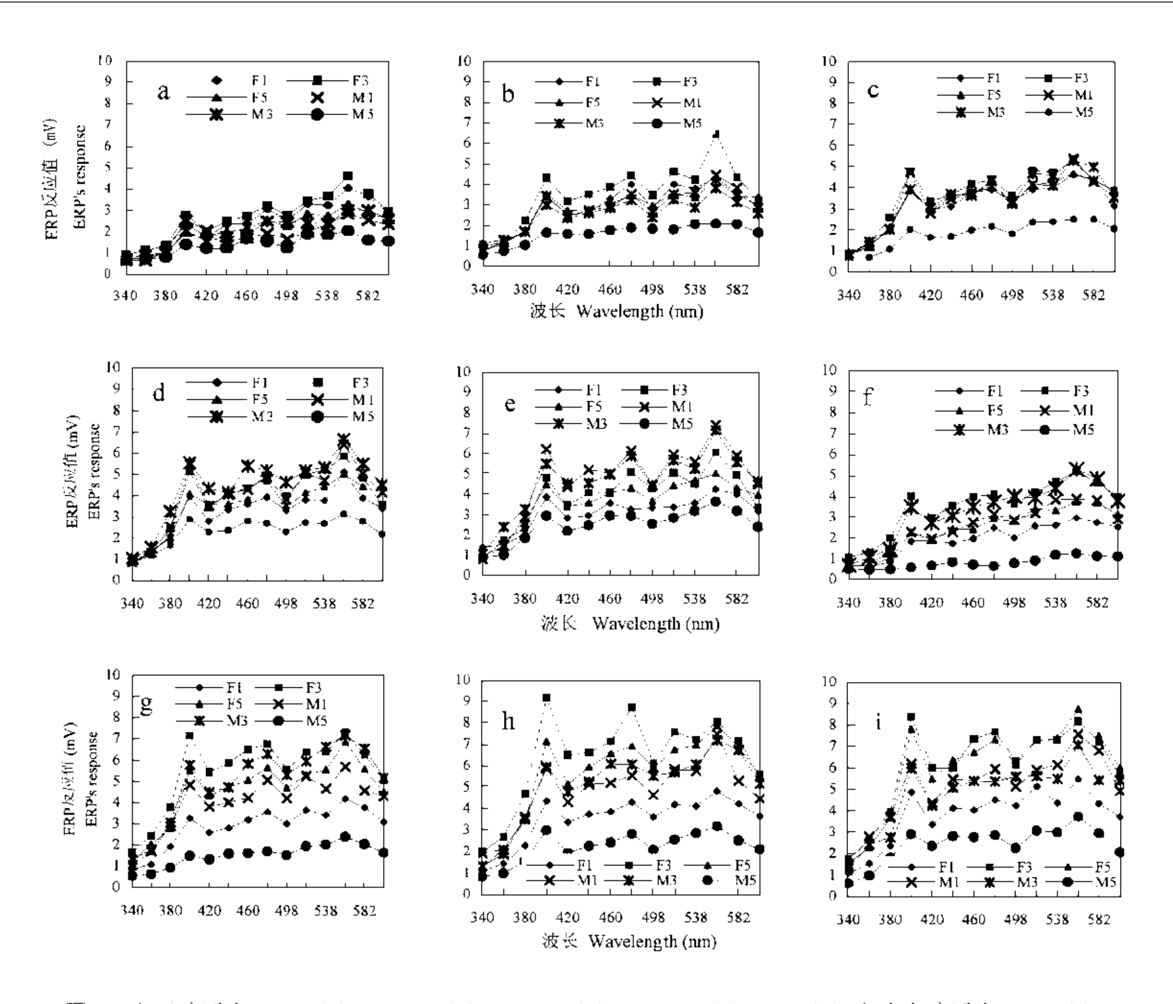


图 1 白天暗适应 5 min（a）、10 min（b）、30 min（c）、60 min（d），2 h（e）和晚上暗适应 5 min（f）、10 min（g）、30 min（h）、60 min（i）时棉铃虫蛾复眼光谱敏感反应曲线

Fig. 1 Spectral sensitivity curves of compound eye of *H. armigera* moth after dark-adaptation of 5 min（a），10 min（b），30 min（c），60 min（d），2 h（e）by day and 5 min（f），10 min（g），30 min（h），60 min（i）by night respectively

F1、F3、F5 分别示 1、3、5 日龄雌蛾；M1、M3、M5 分别示 1、3、5 日龄雄蛾

F1，F3，F5 and M1，M3，M5 indicate female and male moth of cotton bollworm of 1，3，5 day-old respectively

敏感曲线：从图 1 中可以看出，不同性别、不同日龄棉铃虫蛾的光谱敏感反应非常一致，即在 340 ~ 605 nm 波谱内有 3 个大小不等的峰，其中主峰 562 nm 位于绿-黄光区，次峰 483 nm 位于蓝光区，第 3 个峰在近紫外区的 400 nm。表明该蛾复眼的光谱反应具有相对稳定性，不因其性别、日龄不同而变化。该结果与 Agee（1973）对美洲棉铃虫 *Heliothis zea* 的 ERP 光谱敏感曲线及吴京一等（1990）对番茄夜蛾 *Heliothis armigera* 的研究结果基本一致，但紫外峰位置有一定差异（前者在 365 nm，后者在 349 nm），说明同属近缘种甚或同种的不同地理种群间具有较明显的差异，亦显示该结果有分类学意义。各单色光刺激对白天和晚上不同暗适应时间的棉铃虫雌雄蛾产生的 ERP 值的方差分析显示，不同波长单色光间的差异皆极显著。

2.1.2 性别对光谱敏感性的影响：从图 1 可以看出，性别对棉铃虫蛾的光谱敏感反应有一定影响，且多伴随其日龄因素发生作用，即低龄时雄蛾对单色光刺激较雌蛾更敏感，高龄时雌蛾较雄蛾敏感。1 日龄雄蛾的 ERP 值夜晚（暗适应 60 min 内）或白天（暗适应 30 ~ 120 min）时均大于同龄雌蛾，3、5 日龄雄蛾在夜晚（暗适应 60 min 内）或白天（暗适应 30 min 内）的 ERP 值均小于同龄雌蛾，5 日龄雄蛾尤明显较低。值得注意的是，3 日龄雄蛾白天暗适应 60 min、2 h 时其 ERP 值均较同龄雌蛾高。雌雄蛾在白天和晚上不同暗适应时间对各单色光刺激产生的 ERP 值的方差分析显示，仅白天暗适应 5 min 和晚上暗适应 30 min 的 ERP 值两性间差异显著

水平较高，*P* 值分别达 0.0483、0.0327，其它暗适应时间则不显著。

2.1.3 日龄对光谱敏感性的影响：图 1 清晰显示，日龄对棉铃虫蛾光谱敏感曲线亦有一定影响。即无论雌雄、暗适应时间和昼夜节律有何变化，其 ERP 值均以 3 日龄最高，反映出不同发育阶段及生理状态对 ERP 值有明显影响。

2.1.4 昼夜节律对光谱敏感性的影响：由图 1 还可以看出，昼夜节律对棉铃虫蛾的复眼光谱敏感曲线亦有影响，且多伴随暗适应时间的长短发挥作用。在暗适应时间 60 min 内，除 5 日龄雄蛾在 10 min 时的 ERP 值略低外，雌雄两性皆为夜晚明显高于白天，表明其复眼在夜晚的光感受性更敏感，该现象在白天和晚上均暗适应 1 h 时表现更为明显（图 1d、h），这部分解释了该蛾适于夜晚活动的原因。

2.1.5 暗适应时间长短对光谱敏感性的影响：从白天和晚上随暗适应时间的延长棉铃虫蛾的 ERP 变化来看（图 1），暗适应时间长短对其光谱敏感曲线中 3 个峰的位次有影响，其中主峰 562 nm 的次序始终不变，而 400 nm 和 483 nm 的位次随暗适应时间变长发生互变，白天 1、3、5 日龄的棉铃虫雌雄蛾暗适应 60 ~ 120 min 时 400 nm 的 ERP 值上升为次峰，夜晚则于暗适应 30 ~ 60 min 时上升为次峰，表明随着暗适应时间的变长棉铃虫蛾复眼对近紫外区的敏感性大为增强，这较圆满地解释了含长、短波长成份的高压汞灯及双波灯具有良好诱杀效果的原因。

2.2 棉铃虫蛾复眼光强度反应的变化

选用棉铃虫蛾光谱敏感曲线中 ERP 峰值位置 400 nm、483 nm、562 nm 的单色光和白光刺激，进行不同光强度水平的照射处理，记录不同性别棉铃虫蛾 ERP 值的光强度反应变化（图 2）。图 2 清楚显示了随单色光和白光刺激光强度的变化，棉铃虫蛾对 400 nm、483 nm、562 nm 单色光和白光刺激的 ERP 值呈现基本一致的变化趋势，即在一定光强度范围内，其 ERP 值随单色光或白光相对光强度的增强而增大，与单色光的波长、棉铃虫蛾性别及昼夜节律无关，其前期增强缓慢，至一定光强水平时增速变大，呈现近似 S 形。不过由于光源的限制，上述曲线均未出现常见的 V-LogI 反应的高端平台，表明该蛾复眼能适应的光强范围更宽。

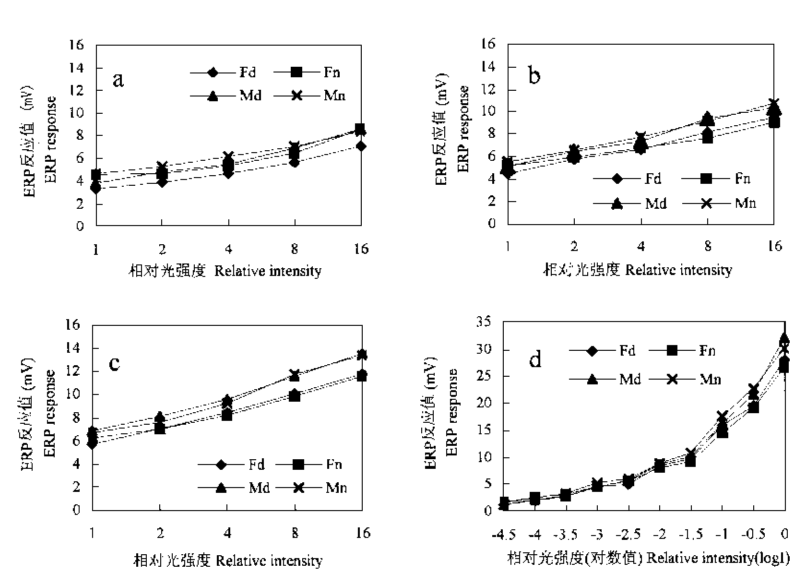


图 2 400 nm（a），483 nm（b），562 nm（c）单色光及白光（d）刺激时棉铃虫蛾复眼相对光强度反应曲线

Fig. 2 Response-intensity curves of compound eye of *H. armigera* moth at 400 nm（a），483 nm（b），562 nm（c）monochromatic and white light（d）stimuli respectively

Fd：白天雌蛾 female moth in day；Fn：晚上雌蛾 female moth on night；Md：白天雄蛾 male moth in day；Mn：晚上雄蛾 male moth on night

3 小结与讨论

复眼视网膜细胞是昆虫感受外界光刺激的主要场所，胞外电位 ERG 则是复眼感受外界光刺激将光学能量转化为神经冲动电位的起点。目前，多认为此感受器电位的产生与神经末梢钠离子通道增加有关，该电位达到一定强度时，即会引起神经末梢

动作电位的发放，感受器电位愈大所引发的神经动作电位频率越高，反之则越低，表现出所感受刺激的强度与动作电位发放频率的对应关系。本实验可以得到如下结论：

1）紫外和大部分可见光区的单色光刺激均能引发棉铃虫蛾复眼产生 ERG 反应，依其振幅大小（峰-峰值），该蛾在 340 ~ 605 nm 波谱内表现 3 个大小不等的峰，其中主峰位于绿-黄光区的 562 nm，次峰在蓝光区的 483 nm，第 3 峰在近紫外区的 400 nm。该主峰与潘学标等（1998）报道的棉花叶片或黄、绿叶棉品种可见光区的反射峰位置（550、560 nm）相当吻合，表明在长期适应演化过程中棉铃虫选择适宜寄主、对特定光源表现趋性行为具有其内在生理基础，亦有助于解释含长、短波长成份的高压汞灯、双波灯等具有良好诱杀效果的原因。结合本室的胞内记录结果（杨智勇等，1998a）分析，棉铃虫蛾复眼可能有 3 种感受器类型，其 400 nm、483 nm、562 nm 感受器类型的全部生物学意义尚待进一步深入研究。

2）性别、日龄及暗适应时间长短对棉铃虫蛾复眼光谱敏感性有一定影响，性别、日龄不影响 ERP 3 个峰的位置，仅对 ERP 大小有影响，暗适应时间则影响 3 个峰的相对位次。从性别来看，低日龄雄蛾较雌蛾对单色光刺激更敏感，高日龄雌蛾较雄蛾敏感。从日龄来看，无论雌雄、昼夜节律和暗适应时间长短，其 ERP 反应值均以 3 日龄为最高，反映出发育阶段和生理状态影响 ERP 值大小。从暗适应时间来看，它对光谱敏感曲线中 ERP 3 个峰的位次有影响，其中 562 nm 主峰位次不变，而 400 nm 和 483 nm 的位次随暗适应时间变长发生互变，即白天暗适应 60 ~ 120 min 时 400 nm 的 ERP 值上升为次峰，夜晚暗适应 30 ~ 60 min 时上升为次峰，显示该蛾复眼随暗适应时间延长对近紫外区的敏感性增大。上述结果有助于解释该蛾性别、年龄等对趋光行为有较明显影响的内在原因。

3）一定光强度范围内，棉铃虫蛾随单色光和白光刺激光强度的变化，其 ERP 反应呈现了基本一致的变化趋势，即随相对光强度增强其 ERP 值增大，前期增强较缓，至一定强度水平时增速变大，呈近似 S 形。表明该蛾复眼能适应的光强范围更宽，具有较强的光强度适应及自调节机制。

参 考 文 献 （References）

Agee H G，1973. Spectral sensitivity of the compound eyes of field-collected adult bollworms and tobacco budworms. *Anna. Entomol. Soc. Amer.*，66（3）：613 – 615.

Ding Y Q，Gao W C，Li D M，1974. Study on the phototactic behavior of nocturnal moths：the response of *Heliothis armigera*（Hübner）and *Heliothis assulta* Guenée to different monochromatic light. *Acta Entomol. Sin.*，17（3）：307 – 317.［丁岩钦，高慰曾，李典谟，1974. 夜蛾趋光特性的研究：棉铃虫和烟青虫成虫对单色光的反应. 昆虫学报，17（3）：307 – 317］

Eguchi E，Watanabe K，Hariyama T，Yamamoto K，1982. A comparison of electrophysiologically determined spectral responses in 35 species of Lepidoptera. *J. Insect Physiol.*，28（8）：675 – 682.

Gao W C，Guo B Q，1983. The external morphology and fine structure of the compound eye of cotton bollworm moth，*Heliothis armigera*（Hübner）. *Acta Entomol. Sin.*，26（4）：375 – 378.［高慰曾，郭炳群，1983. 棉铃虫蛾复眼的形态及显微结构. 昆虫学报，26（4）：375 – 378］

Gao W C，1989. The relationship between transitional speed and the time of light adaptation of noctuid compound eyes. *Acta Entomol. Sin.*，32（3）：306 – 309.［高慰曾，1989. 夜蛾复眼转化速度与光暗适应的时间关系. 昆虫学报，32（3）：306 – 309］

Guo B Q，1988. Fine structure and regional variation of the compound eye of *Heliothis armigera*（Hübner）. *Acta Entomol. Sin.*，31（2）：165 – 170.［郭炳群，1988. 棉铃虫蛾复眼的微细结构及其区域性差异. 昆虫学报，31（2）：165 – 170］

Hou W W，He X W，1979. Studies on the phototactic behavior of nocturnal moths：change in behavior during the transformation of compound eyes. *Acta Entomol. Sin.*，22（1）：34 – 39.［侯无危，贺小威，1979. 夜蛾趋光特性的研究：复眼转化过程中的行为变异. 昆虫学报，22（1）：34 – 39］

Liu L C，Gu G H，Chen J J，Chen X B，Zhu Y Y，1997. A preliminary study on the behavior of four moth species under lamplight. *Entomol. Knowledge*，34（2）：96 – 99.［刘立春，顾国华，陈建军，陈小波，朱月英，1997. 四种蛾类灯下行为特点初步研究. 昆虫知识，34（2）：96 – 99］

Nantong Institute of Agriculture，Jiangsu Province，1975. Effects of light traps equipped with two lamps on capture of insects. *Acta Entomol. Sin.*，18（3）：289 – 294.［江苏省南通地区农科所，1975. 双光源诱杀农林害虫的研究. 昆虫学报，18（3）：289 – 294］

Pan X B，Zhang L Z，Wang Y Q，Cui X W，Li Y B，Cull P，Li H J，1998. The spectrum reflection factors on different cotton genotypes，*Acta Gossypii Sinica*，10（2）：107 – 110.［潘学标，张立桢，王延琴，崔秀稳，李亚兵，Peter Cull，Li Hongjuan，1998. 不同遗传型棉花品种光谱反射特性研究. 棉花学报，10（2）：107 – 110］

Wei G S，1997. Studies on the Control Effect of Some Trap Measures on *Helicoverpa armigera*（Hübner）and Their Mechanism. China Agricultural University. Ph. D Dissertation.［魏国树，1997. 棉铃虫成虫诱杀技术控制效果评价及机制研究. 中国农业大学博士学位论文］

Wei G S，Zhang Q W，Zhou M Z，Wu W G，1999. Studies on the electroretinogram of the compound eyes of *Helicoverpa armigera*（Hübner）moth. *Acta Biophysica Sin.*，15（4）：682 – 688.［魏国树，张青文，周明牂，吴卫国，1999. 棉铃虫［*Helicoverpa armigera*（Hübner）］蛾复眼视网膜电位研究. 生物物理学报，15（4）：

682 – 688]

Wu J Y，Lin J D，1990. Spectral sensitivity of the compound eye of moth (*Heliothis armigera*). *Chi. J. Entomol.*，10 (2)：151 – 158. [吴京一，林金盾，1990. 番茄夜蛾（*Heliothis armigera*）复眼之光谱感光性. 中华昆虫，10 (2)：151 – 158]

Yang Z Y，Wu W G，Feng H P，Wu W，Zhang Q W，1998a. The spectral sensitivity and hyperpolarizing afterpotential of the retinula cells in adult *Helicoverpa armigera*. *Acta Biophysica Sin.*，14 (1)：85 – 90. [杨智勇，吴卫国，冯汉平，吴炜，张青文，1998a. 棉铃虫成虫复眼的光谱敏感性及超极化后电位的研究. 生物物理学报，14 (1)：85 – 90]

Yang Z Y，Wu W G，Feng H P，Wu W，Guo B Q，1998b. The comparison of response characteristics to light stimulation between the compound eyes of cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*) and corn borer (*Ostrinia furnacalis*). *Acta Biophysica Sin.*，14 (4)：713 – 718. [杨智勇，吴卫国，冯汉平，吴炜，郭炳群，1998b. 棉铃虫和玉米螟成虫复眼光反应特性的比较研究. 生物物理学报，14 (4)：713 – 718]